



交配実験を機軸としたサケ科魚類の育種に関する研究

著者	工藤 飛雄馬
号	646
発行年	2000
URL	http://hdl.handle.net/10097/15911

氏 名(本籍)	工 藤 飛 雄 馬 く どう ひゅう う ま
学 位 の 種 類	博 士 (農 学)
学 位 記 番 号	農 博 第 6 4 6 号
学位授与年月日	平 成 13 年 3 月 26 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研 究 科 専 攻	東北大学大学院農学研究科資源生物科学専攻 (博士課程)
学位論文題目	交配実験を機軸としたサケ科魚類の育種に関する研究
論文審査委員	(主 査) 教 授 木 島 明 博 教 授 谷 口 順 彦 教 授 佐 藤 實

論文内容要旨

序 論

サケ科魚類は世界的に重要な水産生物であり、日本においても盛んに養殖が行われている。そのため、繁殖や飼育技術に関する研究が盛んに行われ、多くの魚種において養殖が可能となり、次の目標として、養殖品種の開発が望まれている。しかし、これまで経験的に選択されたり、偶然に見つけられた変異を利用して作られた養殖品種は幾つかあるが、育種目標となる形質の遺伝的変異を捉え、その実験データに基づく養殖品種の作出はなされていない。

養殖品種の作出には、(1)育種目標の設定、(2)対象形質の評価方法の確立、(3)対象形質の遺伝的変異の定量、(4)育種方法の選定と実施の過程をとる。育種目標は養殖のための要望として様々に設定されるが、そのための形質の設定と評価方法は必ずしも確立されていない。特に育種目標として重要な耐性形質は閾値形質であるために、各個体に対する値とその分散を求めた報告はない。また、対象形質は量的形質であることが多く、その遺伝的変異の定量は、表現型分散に対する遺伝分散で表される遺伝率によって推定する必要がある。遺伝率の求め方は様々あり、その中で雌雄一対交配による完全同胞を対象とした広義の遺伝率や系統内および系統間の分散から求める変動指数はサケ科魚類で多く報告されている。しかし、これらの値は、真の遺伝率を最もよく反映するとされる総当たり交配から求める狭義の遺伝率との関係を明確にした研究はないため、広義の遺伝率や変動指数の実用性は明らかにされていない。

本研究は、(1)成長形質について、総当たり交配によって狭義の遺伝率を求め、同一の親による完全同胞から求めた広義の遺伝率および変動指数との比較を行い、それらの特徴と実用性を明らかにした。また、(2)海水耐性、高水温耐性および低酸素耐性について、これまでに示されていない遺伝的変異を捉えるための形質の評価方法を確立し、狭義の遺伝率を求めた。また、同一の親魚を用いて広義の遺伝率および変動指数を求め、狭義の遺伝率と比較することによってそれらの特徴と実用性を明らかにした。さらに、(3)形態形質としてヤマメのパーマークに着目し、選択交配を行うことによって、パーマーク数の遺伝支配の特徴を捉えるとともに、親子回帰による遺伝率を求めてその遺伝的変異を定量した。そして、これらの結果を総合して、交配実験を機軸とした実験データに基づくサケ科魚類の育種手順について考察した。

第1章 成長形質における遺伝的変異性

成長の遺伝的変異性を明らかにするために、ニジマスの雌雄5尾による総当たり交配(図1)によって25組の交配区を作成し、同一環境で飼育を行い、ふ化後経時的に尾叉長および体重を計測した。その結果を基に二因子分散複合体の分散分析によって狭義の遺伝率を求めたところ(表1)、尾叉長の狭義の遺伝率はふ化後76日目で0.09

0、161日目で0.295、192日目で0.161、252日目で0.030となり、体重では76日目で0.122、161日目で0.123、192日目で0.110、252日目で0.013となった。このことから、ニジマスの成長の遺伝率は成長過程によって変化すること、およびニジマス養殖集団には成長の遺伝的変異が存在することを示した。

広義の遺伝率および変動指数の実用性を明らかにするために、総当たり交配から取りだした120通りの完全同胞を対象とし、それらの値を算出し、狭義の遺伝率との比較を行った。その結果、図2に示したように広義の遺伝率は狭義の遺伝率よりも常により大きくなり、理論的に予想されていた過大評価を実証した。しかし、ふ化後161日目と192日目では、狭義の遺伝率と近似した値となり、過大評価の程度を考慮すれば育種の指標として実用できるものと考えられた。一方、変動指数は、狭義の遺伝率に近い値を示し、広義の遺伝率と有意な正の相関が認められたことから、広義の遺伝率と同様に遺伝的変異性を捉える指標となることを示した。

そこで、ニジマス、ヒメマスおよびヤマメの養殖集団について、成長における広義の遺伝率および変動指数を求めたところ、ニジマスとヒメマスの養殖集団には選択効果が期待できる遺伝的変異性が認められた（表2）。

第2章 耐性形質における遺伝的変異性

海水耐性形質：海水耐性の遺伝的変異性を捉えるために、総当たり交配によって作出された25組の交配区について、海水浸漬による個体の生残率の推移を調べた（図3）。また、交配区毎に死亡時間の平均値を算出し、耐性形質の指標として一般的に用いられている50%死亡時間との相関を調べた。その結果、両者には相関係数0.988の有意な高い正の相関が認められた。平均死亡時間は各個体の死亡時間によって求められ、各交配区における分散を捉えることができることから、平均死亡時間を用いることによって分散分析による遺伝率が推定できることを明らかにした。そこで、二因子分散複合体による狭義の遺伝率を求めた結果、表3に示すように0.538となり、本研究に用いたニジマスの養殖集団には海水耐性に対して高い遺伝的変異性が保有されていることが明らかとなった。

海水耐性における広義の遺伝率および変動指数の実用性を明らかにするために、総当たり交配から取りだした120通りの完全同胞を対象に、それらの値を算出し、狭義の遺伝率と比較した（図4）。その結果、広義の遺伝率の平均値は0.748と狭義の遺伝率に比べやや大きい値となり、変動指数の平均値は0.366と狭義の遺伝率よりもやや小さい値となった。しかし、両者の度数分布は単峰型の分布を示したことから、広義の遺伝率と変動指数は過大評価および過小評価分を考慮することによって、海水耐性の遺伝的変異性を捉える指標として実用できるものと考えられた。

そこで、ヒメマスの養殖集団について完全同胞を作成し、海水耐性に対する広義の遺伝率を算出したところ、0.894となり、選択効果が期待できる遺伝的変異性が認め

られた。

高水温耐性形質：高水温耐性における遺伝的変異性を明らかにするために、総当たり交配によって作出された25組の交配区について、25℃の温水に浸漬し、海水耐性と同様に分析した。その結果、高水温耐性も平均死亡時間によって形質を評価することができ、狭義の遺伝率が0.476となったことから、本研究に用いたニジマスの養殖集団には高水温耐性に対して高い遺伝的変異性が保有されていることが明らかとなった。また、高水温耐性における広義の遺伝率および変動指数と、狭義の遺伝率を比較した結果、変動指数は狭義の遺伝率と近似した値を示したが、広義の遺伝率は約2倍となった。しかし、広義の遺伝率の分布はランダムに分布しているのではなく、単峰型の分布を示すことから、過大評価を考慮すれば、遺伝的変異性を捉える指標として実用できるものと考えられた。

低酸素耐性形質：これまで実験手法および形質評価方法が示されていない低酸素耐性に対して、開放水槽による実験方法を作り、総当たり交配によって作出された25組の交配区について調査した。その結果、生残率には交配区によるばらつきが見られたが、全個体が死亡しなかったため単純に個体の死亡時間の平均値を求めることができなかった。そこで、25組の全交配区で死亡個体の時間的変化から生残個体に仮の死亡時間を与えて、平均死亡時間を求め、生残率との相関を調べた。その結果、両者には有意な高い正の相関が認められ、低酸素耐性においても生残個体に仮の死亡時間を与えた平均死亡時間を指標として用いることができることを示した。そこで、他の耐性形質と同様に分析を行ったところ、低酸素耐性に対しての狭義の遺伝率は、0.422となり、本研究に用いたニジマス養殖集団には低酸素耐性に対して高い遺伝的変異性が保有されていることが明らかとなった。また、低酸素耐性における広義の遺伝率および変動指数と、狭義の遺伝率を比較した結果、広義の遺伝率はやや過大評価となり、変動指数は過小評価となり、さらに、それらの分布は単峰型の分布を示した。従って、過大評価や過小評価分を考慮することによって、それらの値も遺伝的変異性を捉える指標として実用できるものと考えられた。

第3章 形態形質における遺伝的変異性

ヤマメのパーマーク数：ヤマメのパーマーク数における遺伝的変異性を明らかにするために、対象となる集団におけるパーマーク数の分布を調べ（図5）、多い個体（20個以上）と少ない個体（15個以下）を選別し、選択的に交配を行った（表4）。その結果、パーマーク数は雌親魚が多い個体の場合、雄親魚のパーマークの多少に関わらず交配区のパーマーク数は多くなる傾向を示し、逆に雌親魚に少ない個体を用いた場合、雄親魚に関わらず少なくなる傾向を示す特徴が明らかとなった（図6）。また、遺伝的変異性を捉えるために、親子回帰による遺伝率を求めた結果、0.402となり、パーマーク数は選択効果が期待できる形質であることが示された。

第4章 総合考察

本研究は、これまでサケ科魚類の育種の進展に障害となっていた、耐性形質の評価方法を明らかにし、さらに、遺伝的変異性を捉えるための広義の遺伝率と変動指数の実用性を明らかにした。これらのことから、図7に示した手順によって、実験データに基づくサケ科魚類の育種を行うことが提唱できた。①養殖生産における現状を把握し、育種目標を設定する。②育種目標を達成するための形質を選定し、先ず、対象とする形質が成長などによって変動する形質と、安定した形質を分ける。③安定した形質は、親子回帰によって遺伝的変異を定量できる。④変動する形質は、分散分析によって遺伝率が求められるように各個体の測定値によって評価する方法を確立する。各個体の測定値によって評価できない形質は閾値形質として扱う。⑤閾値形質は現在のところ、変動指数によって遺伝的変異性を推定する。⑥各個体の測定値によって評価できる形質は、原則的に総当たり交配によって狭義の遺伝率を求め、遺伝的変異を定量する。しかし、対象とする形質において、広義の遺伝率および変動指数の活用性が明らかにされている場合は、総当たり交配を行わずに、広義の遺伝率と変動指数によって遺伝的変異性を把握することができる。⑦総当たり交配が行えない種においても、広義の遺伝率と変動指数の実用性が明らかになっている場合は、広義の遺伝率および変動指数によって、対象とする形質の遺伝的変異性を把握することができる。⑧遺伝的変異性の多寡に応じて育種方法を選定し、実施する。

今後、消費者のニーズの拡大や多様化によって、味および肉の色など様々な育種目標が立てられると思われる。未知の育種目標が設定された場合においても、この手順に従うことによって、実験データに基づいた効率的な育種が可能になると考えられた。今後、この手順で求められた遺伝的変異性が実際にどの程度の育種効果をもたらすかを明らかにしていく必要がある。

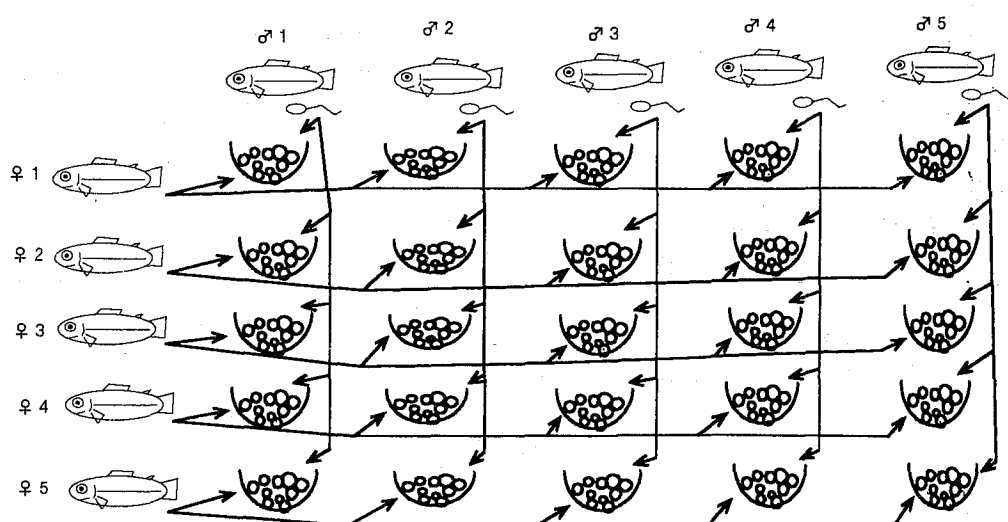


図1 ニジマス990410交配における交配方法

表1 ニジマス990410交配において推定した尾叉長の狭義の遺伝率

(1) ふ化後76日目

変動要因	自由度	平均平方	平均平方の構成
母親間分散	4	0.509	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母}}^2 + nb\sigma_{\text{母}}^2$
父親間分散	4	0.115	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{父}}^2 + na\sigma_{\text{父}}^2$
相互作用分散	16	0.238	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母父}}^2$
確率分散	719	0.033	σ_w^2
全分散	743	0.040	σ_{ph}^2
$\sigma_{\text{母}}^2=0.0018$ 、 $\sigma_{\text{父}}^2=-0.0006$ 、 $\sigma_{\text{母父}}^2=0.0069$ 、 $n=29.76$ 、 $a=5$ 、 $b=5$ $h_{\text{母}}^2=0.181$ 、 $h_{\text{父}}^2=0.000$ 、 $h_{\text{母父}}^2=0.090$			

(2) ふ化後161日目

変動要因	自由度	平均平方	平均平方の構成
母親間分散	4	1.050	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母}}^2 + nb\sigma_{\text{母}}^2$
父親間分散	4	3.681	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{父}}^2 + na\sigma_{\text{父}}^2$
相互作用分散	16	0.445	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母父}}^2$
確率分散	1221	0.084	σ_w^2
全分散	1245	0.105	σ_{ph}^2
$\sigma_{\text{母}}^2=0.0024$ 、 $\sigma_{\text{父}}^2=0.0130$ 、 $\sigma_{\text{母父}}^2=0.0072$ 、 $n=49.84$ 、 $a=5$ 、 $b=5$ $h_{\text{母}}^2=0.093$ 、 $h_{\text{父}}^2=0.496$ 、 $h_{\text{母父}}^2=0.295$			

(3) ふ化後192日目

変動要因	自由度	平均平方	平均平方の構成
母親間分散	4	0.108	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母}}^2 + nb\sigma_{\text{母}}^2$
父親間分散	4	3.760	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{父}}^2 + na\sigma_{\text{父}}^2$
相互作用分散	16	0.451	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母父}}^2$
確率分散	1199	0.149	σ_w^2
全分散	1223	0.168	σ_{ph}^2
$\sigma_{\text{母}}^2=-0.0014$ 、 $\sigma_{\text{父}}^2=0.0135$ 、 $\sigma_{\text{母父}}^2=0.0062$ 、 $n=48.96$ 、 $a=5$ 、 $b=5$ $h_{\text{母}}^2=0.000$ 、 $h_{\text{父}}^2=0.322$ 、 $h_{\text{母父}}^2=0.161$			

(4) ふ化後252日目

変動要因	自由度	平均平方	平均平方の構成
母親間分散	4	0.539	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母}}^2 + nb\sigma_{\text{母}}^2$
父親間分散	4	1.098	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{父}}^2 + na\sigma_{\text{父}}^2$
相互作用分散	16	0.714	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\text{母父}}^2$
確率分散	595	0.188	σ_w^2
全分散	619	0.210	σ_{ph}^2
$\sigma_{\text{母}}^2=-0.0014$ 、 $\sigma_{\text{父}}^2=0.0031$ 、 $\sigma_{\text{母父}}^2=0.0212$ 、 $n=24.8$ 、 $a=5$ 、 $b=5$ $h_{\text{母}}^2=0.000$ 、 $h_{\text{父}}^2=0.059$ 、 $h_{\text{母父}}^2=0.030$			

* : $h_{\text{母}}^2 = 4 \times \sigma_{\text{母}}^2 / \sigma_{ph}^2$ 、 $h_{\text{父}}^2 = 4 \times \sigma_{\text{父}}^2 / \sigma_{ph}^2$ 、
 $h_{\text{母父}}^2 = 2 \times (\sigma_{\text{母}}^2 + \sigma_{\text{父}}^2) / \sigma_{ph}^2$

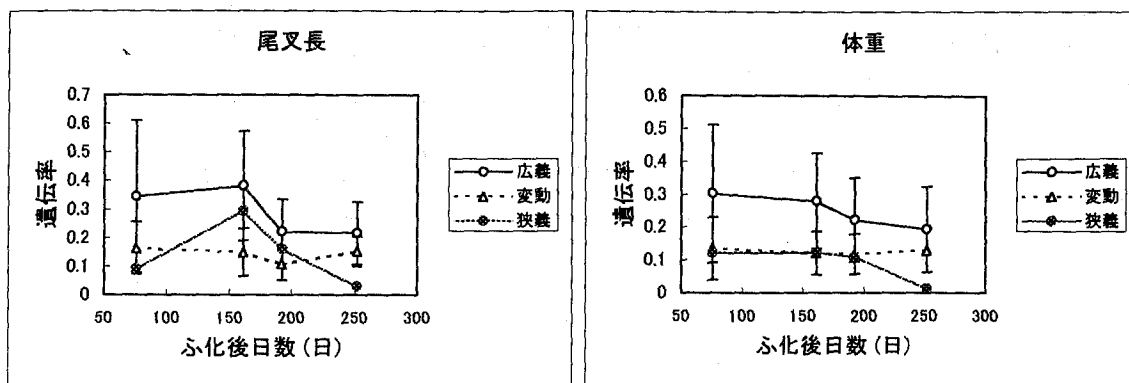


図2 ニジマス990410交配における狭義の遺伝率、広義の遺伝率および変動指数の推移

表2 サケ科魚類3種において推定された成長形質の遺伝率

魚種	交配日	交配組数	交配様式	ふ化後日数	狭義の遺伝率	広義の遺伝率	補正值	変動指数
ニジマス	990410	25組	総当たり	161日目	0.295	0.382	0.287	0.149
				192日目	0.161	0.222	0.167	0.108
	980402	4組	完全同胞	192日目	—	0.365	0.274	0.302
				214日目	—	0.451	0.338	0.278
ヒメマス	980916	3組	完全同胞	214日目	—	0.308	0.231	0.213
	991012	23組	完全同胞	188日目	—	0.336	0.252	0.184
				208日目	—	0.395	0.296	0.220
ヤマメ	991021	5組	完全同胞	178日目	—	0.146	0.110	0.119

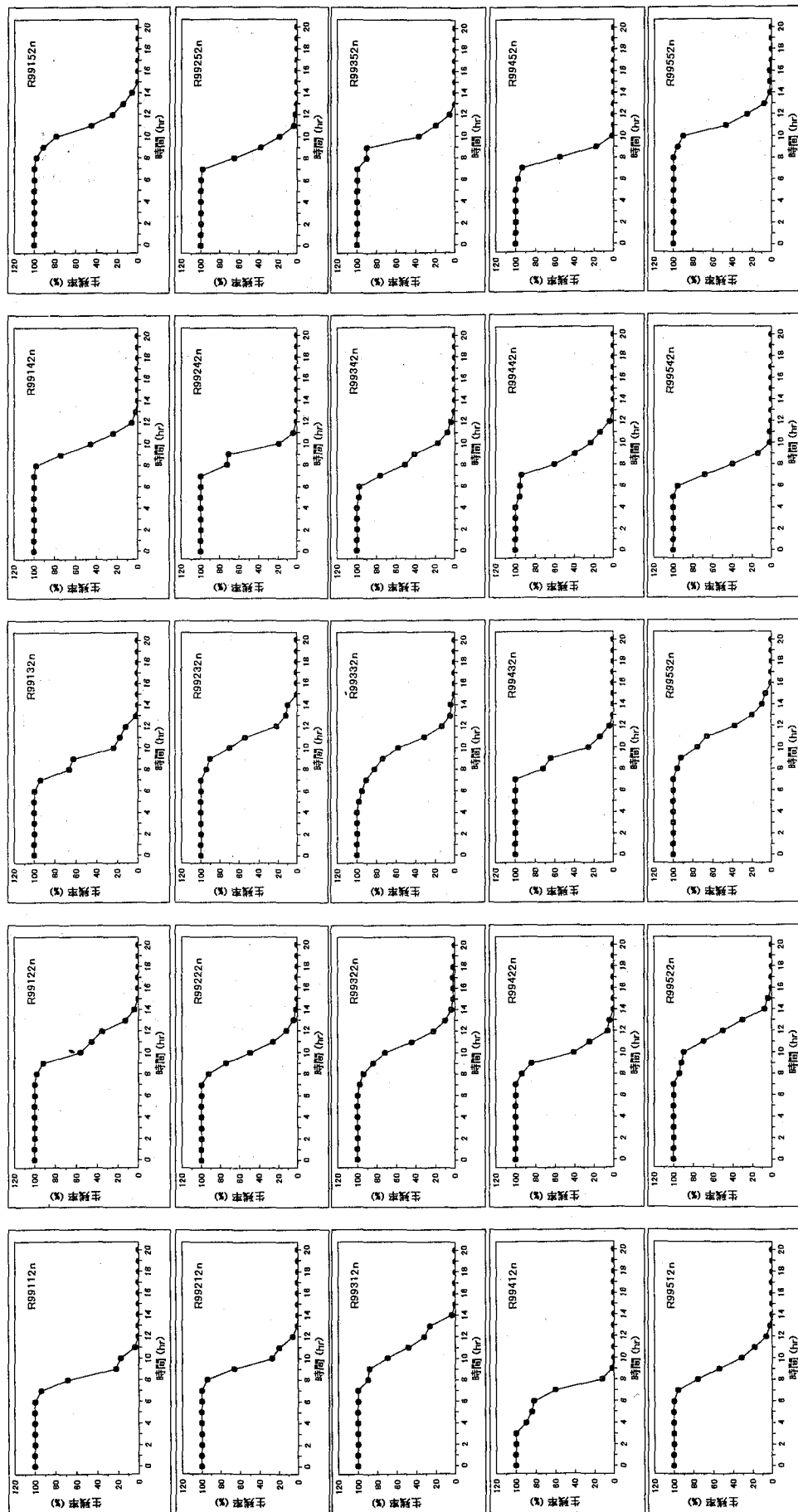


図3 ニジマス990410交配の海水耐性実験における交配区の生残率の推移

表3 ニジマス990410交配の海水耐性形質において推定された遺伝率

変動因	自由度	平均平方	平均平方の構成
母親間分散	4	111.99	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\varphi\varphi\sigma\sigma^2} + nb\sigma_{\varphi\varphi}^2$
父親間分散	4	161.01	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\varphi\varphi\sigma\sigma^2} + na\sigma_{\sigma\sigma}^2$
相互作用分散	16	1.21	$\sigma_w^2 + n\sigma_{\varphi\varphi\sigma\sigma^2}$
確率分散	1, 221	2.45	σ_w^2
全分散	1, 245	4.04	σ_{ph}^2

$\sigma_{\varphi\varphi}^2 = 0.4445$ 、 $\sigma_{\sigma\sigma}^2 = 0.6413$ 、 $\sigma_{\varphi\varphi\sigma\sigma^2} = -0.025$ 、 $n = 49.84$ 、 $a = 5$ 、 $b = 5$
 $h_{\varphi\varphi}^2 = 0.440$ 、 $h_{\sigma\sigma}^2 = 0.635$ 、 $h_{\varphi\varphi\sigma\sigma^2} = 0.538$

$*$: $h_{\varphi\varphi}^2 = 4 \times \sigma_{\varphi\varphi}^2 / \sigma_{ph}^2$ 、 $h_{\sigma\sigma}^2 = 4 \times \sigma_{\sigma\sigma}^2 / \sigma_{ph}^2$ 、
 $h_{\varphi\varphi\sigma\sigma^2} = 2 \times (\sigma_{\varphi\varphi}^2 + \sigma_{\sigma\sigma}^2) / \sigma_{ph}^2$

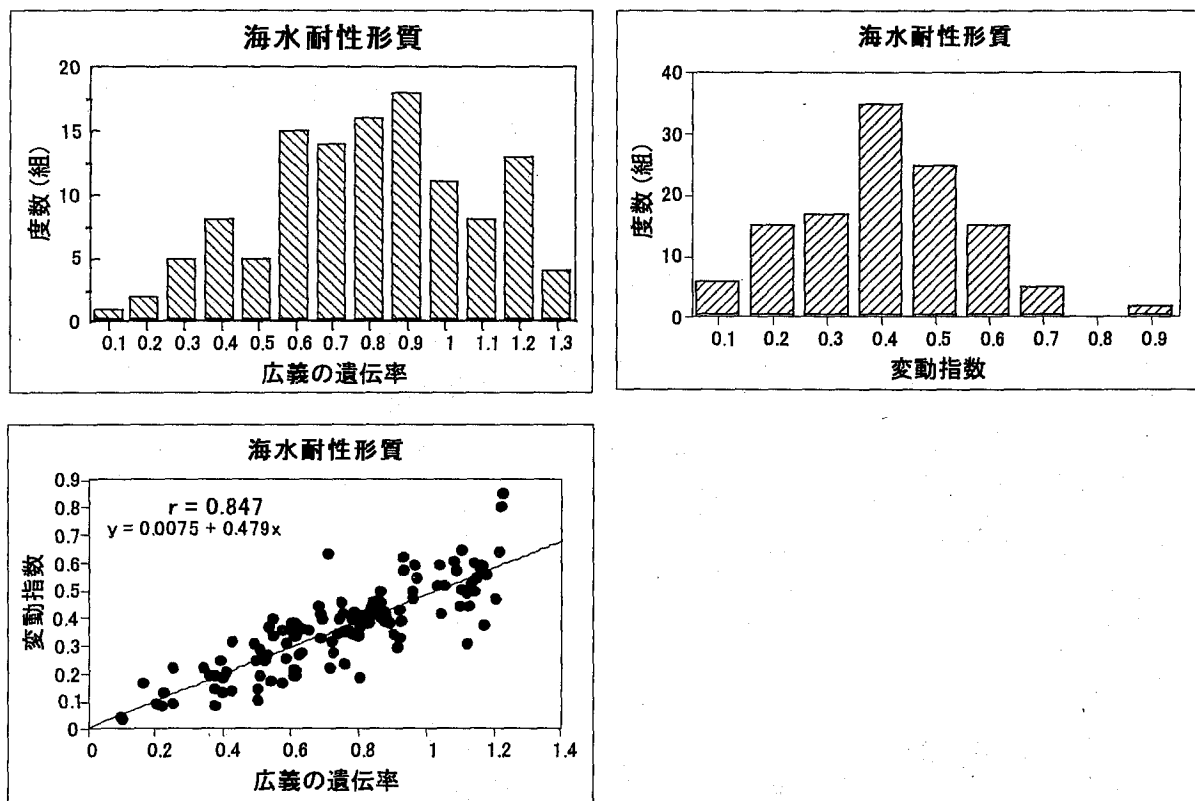


図4 ニジマス海水耐性形質における広義の遺伝率と変動指数の
度数分布、広義の遺伝率と変動指数の関係

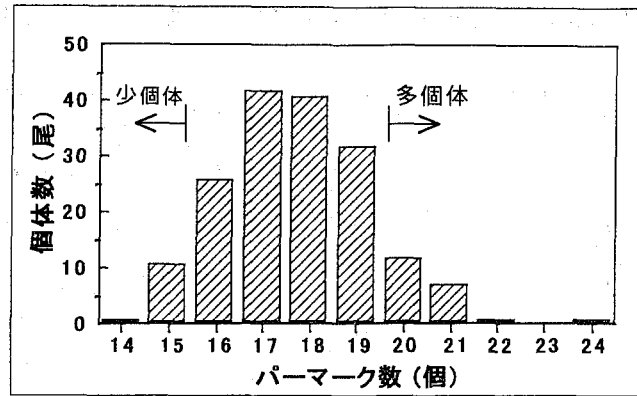


図5 ヤマメパーマーク数の度数分布

表4 ヤマメ991021交配の交配様式と交配区番号

♀ \ ♂	多 1	多 2	少 1	少 2
多 1	♀多 1・♂多 1	♀多 1・♂多 2		
少 1	♀少 1・♂多 1	♀少 1・♂多 2		
多 2			♀多 2・♂少 1	♀多 2・♂少 2
少 2			♀少 2・♂少 1	♀少 2・♂少 2

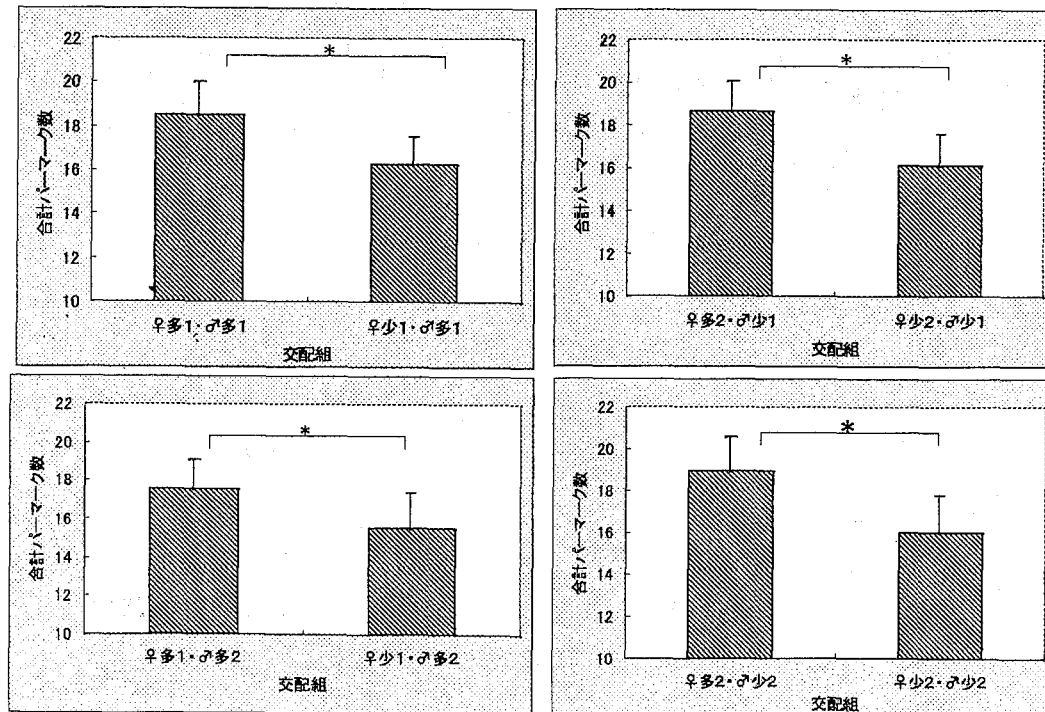


図6 ヤマメの総当たり交配による交配区間のパーマーク数

* : 5%の危険率で有意差あり

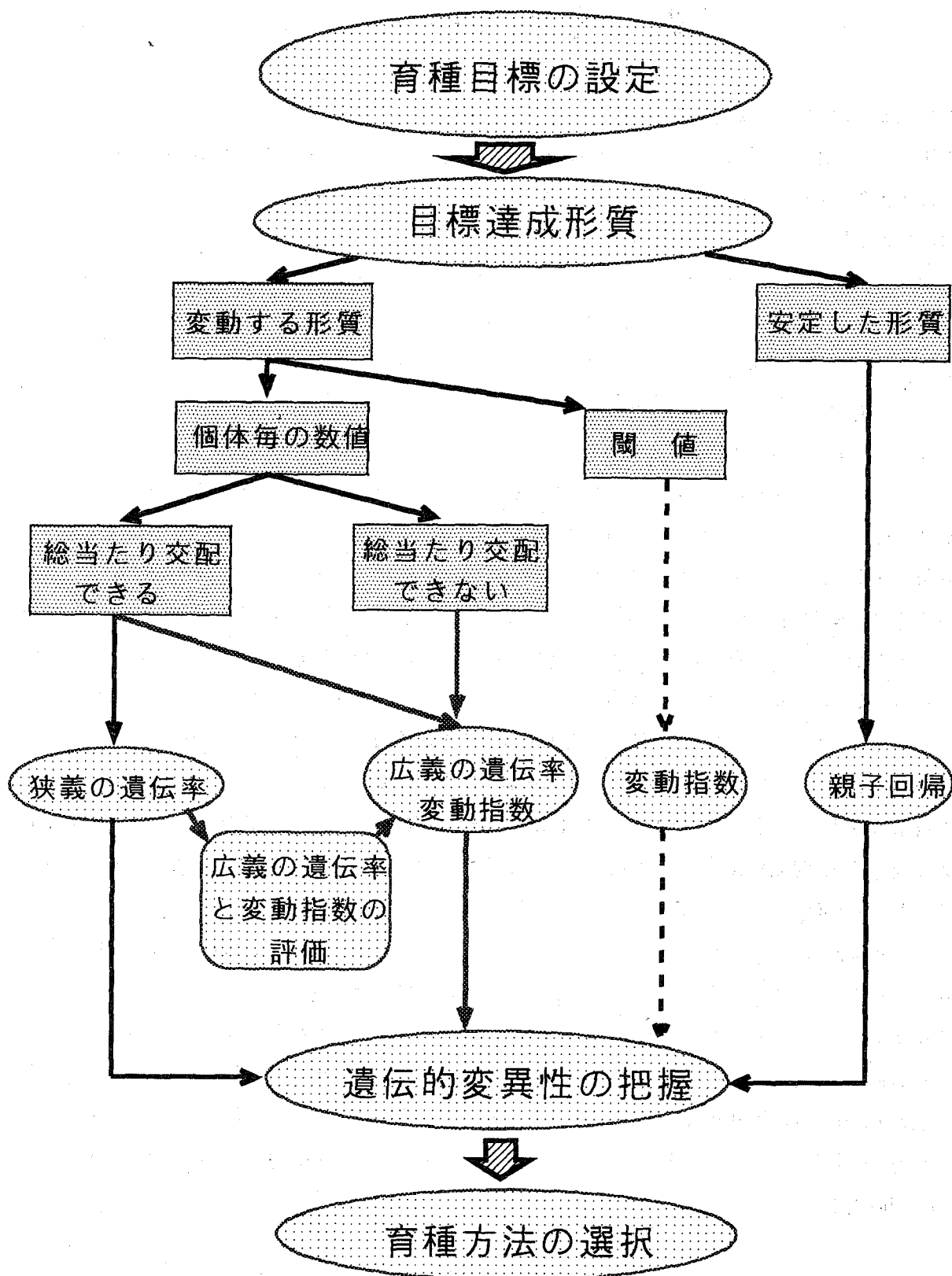


図7 サケ科魚類の効率的な育種の手順

論文審査結果要旨

サケ科魚類は世界中で養殖が盛んに行われているにもかかわらず、種々の特徴を持った養殖品種が作出されていない現状である。今後の効率的養殖生産には各地に適した養殖品種の開発が期待される。しかしこれまで、品種作出のために必要な形質の評価法や遺伝変異の定量などがなされていない。

本論文はまず、ニジマスを対象に雌雄5対(25組)の総当たり交配を行い、成長に関して二因子分散複合体による狭義の遺伝率を求め、遺伝的変異が存在することを明らかにした。また、総当たり交配に用いた親による120通りの完全同胞を取り出し、広義の遺伝率および変動指数を求め、狭義の遺伝率と比較した。そして、広義の遺伝率が過大評価となることを実際に示し、その値を補正することで完全同胞による広義の遺伝率および変動指数の活用性を明らかにした。その上で、ヒメマスおよびヤマメの成長形質に対する遺伝的変異性を示した。

次に、これまで個体変異がとらえられないため分散分析が適用できず、広義の遺伝率も求められなかった耐性形質(海水耐性、高水温耐性、低酸素耐性)について、各個体の死亡時間から求められる平均死亡時間が各交配区の50%死亡時間と高い相関があることを示し、各個体の死亡時間の分散をとることによって分散分析が可能になることを示した。これによって、ニジマスを用いて雌雄5対(25組)の総当たり交配を行い、二因子分散複合体によって各耐性形質の狭義の遺伝率を求めている。その結果、各耐性形質の狭義の遺伝率は0.4以上の高い値を示し、それらには効率的選択育種の可能な遺伝的変異が存在することを明らかにした。また、これらの形質についても、総当たり交配に用いた親による120通りの完全同胞を取り出し、広義の遺伝率および変動指数を求め、狭義の遺伝率と比較している。そして、広義の遺伝率が過大評価となることを実際に示し、その値を考慮することで完全同胞による広義の遺伝率および変動指数が活用できることを明らかにした。その上で、ヒメマスの耐性形質に遺伝的変異が存在することを示した。

一方、商品価値を左右するヤマメのパーマークの数について、選択交配区を作成し、親子回帰による遺伝率を求め、この形質に母性効果が高い遺伝的変異が存在することを明らかにした。

本論文において、魚類の特徴である体外受精と多産を利用した交配実験を機軸に、サケ科魚類の成長や耐性形質の分散分析による狭義の遺伝率を求める方法を示し、これまで活用性が低いと考えられてきた広義の遺伝率および変動指数の意味を示したことは、沿岸生物生産にとって重要なサケ科魚類の効率的育種の基盤を示したものと考えられる。よって、博士(農学)の学位を授与するに十分な価値があるものと判断する。